

**ÉTUDE SYSTÉMATIQUE ET PALYNOLOGIQUE
DU GENRE *HETEROCHAENIA* (CAMPANULACEAE)
ENDÉMIQUE DES MASCAREIGNES**

par F. BADRÉ, TH. CADET et M. MALPLANCHE

SUMMARY : Two new species are described with that of the old species *Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC. A complete description of the pollen of *H. ensifolia* (Lam.) DC. is presented and compared with that of the two other species.

En 1830 DE CANDOLLE avait rapporté avec doute au genre *Wahlenbergia* Schrad. une plante des Iles de France et de Bourbon nommée *Campanula ensifolia* par LAMARCK. En 1939 il en fit un nouveau genre monospécifique, endémique des Mascareignes : *Heterochaenia*.

C'est à ce genre que nos observations permettent de rattacher deux nouvelles espèces de l'île de la Réunion. La première espèce croît dans la forêt hygrophile; très affine de *Heterochaenia ensifolia*, elle s'en distingue par des caractères foliaires, des sépales denticulés au lieu de ciliolés, un style et des étamines plus courts que le tube de la corolle. La deuxième habite la végétation éricoïde d'altitude; elle est nettement distincte de *Heterochaenia ensifolia* par son port, ses feuilles très finement denticulées, ses étamines plus courtes que le tube de la corolle et son style non exerte.

HETEROCHAENIA DC.

DE CANDOLLE, Prodr. 7 : 441 (1838).

Arbuste à tige simple ou ramifiée de 1-2 m de hauteur, à latex. Feuilles sessiles groupées à l'extrémité des rameaux. Limbe allongé, elliptique à sublinéaire, denticulé.

Inflorescences terminales sessiles en grappe simple ou formées de grappes groupées en une panicule. Fleurs purpurines à blanc-jaunâtre. Bractées et bractéoles bien développées, persistantes. Calice turbiné à 5 lobes triangulaires. Corolle campanulée à 5 lobes valvaires. Étamines 5, libres, insérées à la base de la corolle en dessous du disque et appliqués contre le tube de la corolle. Anthères basi-fixes, biloculaires, introrses. Ovaire infère 3-loculaire, à placentation axile et à très nombreux ovules, surmonté d'un disque pubescent à nectaires. Style unique, pubescent à la base, glabrescent au

sommet, plus court, égal ou plus long que le tube de la corolle; stigmaté trilobé à lobes bien développés, incurvés à \pm révolutés.

Fruits capsulaires, légèrement incurvés; 3-loculaires, à déhiscence loculicide par 3 valves au sommet, ces dernières se poursuivant ensuite latéralement jusqu'à la base du calice.

Graines nombreuses, ellipsoïdes, \pm trigones.

ESPÈCE TYPE : *H. ensifolia* DC. ; îles de la Réunion et de Maurice. Genre endémique des Mascareignes avec seulement 3 espèces.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Disque étroit d'environ 0,5 cm de diamètre; limbe *très finement denticulé*, ciliolé à la base. *H. rivalsii*
1. Disque large, d'environ 1 cm de diamètre; limbe denticulé à dents beaucoup plus grosses.
 2. Style non exerte; étamines plus courtes que le tube de la corolle; limbe grossièrement denticulé. *H. borbonica*
 2. Style exerte; étamines aussi longues que le tube de la corolle; limbe denticulé et ciliolé. *H. ensifolia*

Heterochaenia rivalsii F. Badré et Th. Cadet, *sp. nov.*

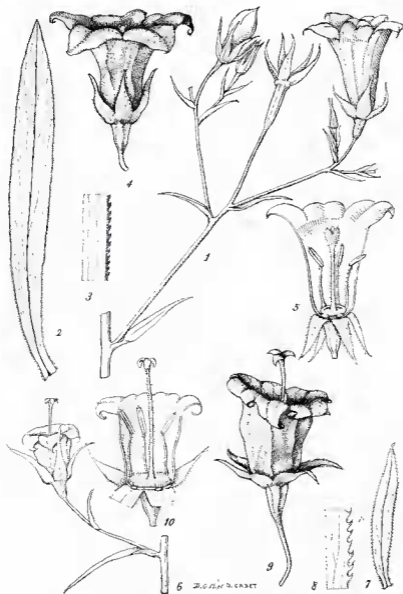
Frutex caule simplici; foliis ad apices ramorum confertis; limbo elliptico, ad apicem acuto, basi in petiolum angustum contracto, breve ritu suggrundae, glabro, in limbi media parte creberrime denticulato, in quarta inferiore parte non denticulo sed ciliolato. Inflorescentia terminalis in racemorum paniculis; floribus a purpureo usque albo-subflavo colore, paulum reflexis; sepalis viridibus, liberis, oblique erectis, in tertia parte inferiore ciliolatis, triangularibus. Corolla gamopetala, exterius glabra; corollae tubo ad apicem maxime dilatato intus basique pubescenti; staminibus filamentis pubescentibus corollae tubo brevioribus; ovario infero; disco angusto pubescenti nectarius minuto; stylo basi pubescenti, apice glabrescenti, corollae tubum non superante, parte terminali sub stigmatibus tribus lobis valde dilatato; stigmatibus trilobato, lobis plus minusve incurvatis. Fructus ignotus.

TYPE : *Cadet Th. 3017*, Plaine des Salazes, île de la Réunion, fl. janv. (holo-, P).

AUTRE MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Cadet Th. 3176*, falaises de la haute vallée de la rivière des Remparts, île de la Réunion (fl., avr.); *I.B. Balfour s.n.*, île Maurice.

Arbuste à tige toujours simple de 1-2 m de hauteur, à latex abondant. Tige épaisse, cylindrique, subéreuse, blanchâtre, de 1,8-4 cm de diamètre. Feuilles groupées à l'extrémité des rameaux, ces derniers nus sur leur plus grande longueur; cicatrices foliaires losangiques, très larges, contiguës. Limbe allongé, elliptique, aigu au sommet, rétréci en une base pétiolaire courte en forme de gouttière, glabre, finement denticulé (10-11 dents par cm linéaire) dans la région moyenne du limbe, non denticulé mais ciliolé dans le 1/4 inférieur, de 10-14 \times 1-2,4 cm. Nervures distinctes, les secondaires très ascendantes, subparallèles.

Inflorescence terminale de 40-60 cm de hauteur sur 15-40 cm de largeur formée de grappes groupées en une panicule. Fleurs purpurines à blanc-



Pl. I. — *Heterochaenia rivalsii* F. Badré et Th. Cadet : 1, rameau florifère $\times 2/3$; 2, feuille $\times 2/3$; 3, détail de la marge du limbe $\times 3$; 4, et 5, fleurs $\times 1,5$ (Th. Cadet 3176). — *Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC. : 6, Fleur et son pédicelle $\times 2/3$; 7, feuille $\times 2/3$; 8, détail de la marge du limbe $\times 3$; 9 et 10, fleurs $\times 2$ (Th. Cadet 3076).

jaunâtre, peu réfléchies. Bractées semblables aux feuilles à la base de l'inflorescence, plus petites et ciliolées à la base seulement au sommet de l'inflorescence. Pédicelle d'environ 1 cm de longueur. Calice turbiné à sépales verts, libres, obliquement dressés, ciliolés dans le 1/3 inférieur, triangulaires, d'environ 1-2 cm. Corolle gamopétale à lobes valvaires, triangulaires, étalés ou faiblement révolutés, glabre à l'extérieur, de $1,5-2 \times 1$ cm. Tube de la corolle très évasé d'environ 1 cm de diamètre à la base sur 2-3 cm de longueur, pubescent seulement à la base à l'intérieur. Étamines à filets pubescents appliqués contre le tube de la corolle, nettement plus courtes que ce dernier et atteignant environ le 1/3 de sa longueur; anthères biloculaires, introrses, basifixes, oblongues, légèrement rétrécies au sommet, de 4-5 mm de longueur. Ovaire infère, turbiné, faiblement sillonné, à 3 loges multiovulées. Disque étroit, pubescent, à nectaires, de 0,5 cm de diamètre. Style ne dépassant pas le tube de la corolle, plus longs que les étamines, pubescent à la base, glabrescent au sommet. La partie terminale sensiblement renflée sous les 3 lobes stigmatiques, de 1,5-2 cm de longueur, stigmate trilobé, charnu, à lobes \pm incurvés.

Fruit inconnu. Très probablement ressemblant à celui d'*Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC.

H. rivalsii a des exigences écologiques à peu près comparables à celles de *H. ensifolia* puisqu'elle croît également dans la végétation éricoïde d'altitude à l'ombre des *Phlippia montana* Klotzsch et de préférence dans les couloirs où l'humidité est un peu plus grande. Nous l'avons rencontrée dans la Plaine des Salazes entre 2 400 et 2 500 m ainsi que sur les escarpements dominant la haute vallée de la rivière des Remparts vers 1 900 m. Elle vit également dans les fissures des hautes régions de la Planète du Grand Bénard (environs du Piton Maïdo, 2 300 m).

Heterochaenia borbonica F. Badré et Th. Cadet, *sp. nov.*

Frutex ramosus foliis ad extremitates ramorum confertis; limbo elliptico ad apicem acuto, basi in petiolum angustatum ritu suggrundae contracto, in limbi media parte dentato, in quarta parte inferiore non denticulato neque ciliolato. Inflorescentia terminalis in racemorum paniculis; floribus coeruleis reflexis; sepalis viridibus patentibus, denticulatis sed non ciliolatis, triangularibus. Corolla gamopetala, exterius glabra.; corollae tubo dilatato in tus basique pubescenti; staminibus corollae tubo brevioribus; ovario infero; disco magno, pubescenti nectariis minuto; stylo basi pubescenti, corollae tubum non superante, usque ad tres stigmati lobos cylindrico; stigmate trilobato, lobis ovatis carnosiss, postremo reflexis. Fructus capsularis leviter arcuatus fere 2 cm longus, trilocularis, apice valvis 3 loculicidibus dehiscens.

TYPE : Cadet Th. 3172, forêt hygrophile de vallée — Ilet Patience 1 350 m, fl., fr. mars (holo-, P).

AUTRE MATÉRIEL ÉTUDIÉ : I.B. Balfour s.n., île de la Réunion.

Arbuste ramifié de 1 à 2 m de hauteur à latex incolore. Feuilles groupées à l'extrémité des rameaux. Limbe allongé, elliptique, rétréci en une base pétiolaire en forme de gouttière, grossièrement denticulé (3-4 dents



Pl. 2. — *Heterochaenia borbonica* F. Badré et Th. Cadet : 1, rameau florifère $\times 2/3$; 2, feuille $\times 2$; 3, détail de la marge du limbe $\times 2$; 4, coupe longitudinale de la fleur $\times 1$; 5, disque $\times 2$; 6, fruit ouvert montrant les 3 valves $\times 1,5$ (Th. Cadet 3172).

par cm linéaire) dans la région moyenne, non denticulé et non ciliolé dans le 1/4 inférieur, aigu au sommet, de 14-19 × 1,5-2 cm. Nervures bien distinctes, les secondaires très ascendantes, subparallèles.

Inflorescence terminale, sessile, munie de bractées peu distinctes des feuilles dans la 1/2 inférieure, formée de grappes groupées en une panicule. Fleurs réfléchies, à pédicelle floral de 1-2 cm. Sépales verts, triangulaires, étalés, denticulés mais non ciliolés. Corolle bleue, campanulée, glabre extérieurement. Tube de la corolle évasé de 1,5 cm de diamètre à la base et de 3 cm de large au sommet sur 3-3,5 cm de long, pubescent seulement à la base à l'intérieur. Lobes triangulaires, acuminés, étalés à faiblement révolutes, de 1,5 cm de long sur 1,5 cm de large à la base. Étamines beaucoup plus courtes que le tube de la corolle, d'environ 12 mm de longueur, à filet pubescent, à anthères oblongues légèrement rétrécies au sommet, de 8 mm de longueur. Ovaire infère, turbiné, long de 2 cm à maturité. Disque large, jaune-orangé, pubescent, à nectaires, de 1 cm de diamètre. Style de 2,5 cm de longueur, plus long que les étamines mais plus court que le tube de la corolle, pubescent à la base, cylindrique jusque sous les 3 lobes stigmatiques, ceux-ci ovés, charnus, à la fin révolutes.

Fruit capsulaire légèrement incurvé d'environ 2 cm de longueur, 3-loculaire, à déhiscence loculicide par 3 valves au sommet.

Heterochaenia ensifolia (Lam.) DC.

- Prodr. 7 : 441 (1838); BAKER, Fl. Maritius et Seychelles : 183 (1877).
— *Campanula ensifolia* LAM., Dict. Bot. 1 : 582 (1783); BOJER, Hort. Mauritianus : 194 (1837).
— *Wahlenbergia? ensifolia* DC., Monogr. Camp. : 162 (1830); CORDEMOY, Fl. Réunion : 498 (1895).

Arbuste ramifié de 1-1,50 m de hauteur, à latex incolore visqueux. Tige ± cylindrique, subéreuse, blanchâtre, de 2-5 mm de diamètre. Feuilles groupées à l'extrémité des rameaux, ces derniers nus sur leur plus grande longueur; cicatrices foliaires ± orbiculaires, bien visibles. Limbe allongé, elliptique, un peu rétréci à la base en une partie pétiolaire en forme de gouttière, aigu au sommet. glabre, denticulé (7-8 dents par cm linéaire dans la région moyenne du limbe) et ciliolé mais seulement ciliolé dans le 1/4 inférieur, de 0,6-1 × 5-10 cm. Nervures peu distinctes, les secondaires très ascendantes, subparallèles.

Inflorescence terminale sessile, le plus souvent en une grappe simple rarement en une ébauche de panicule. Pédicelle de 0,5-1,5 cm de longueur. Fleurs purpurines, réfléchies. Bractées ovées, aiguës au sommet, ciliolées. Bractéoles semblables aux bractées, plus petites. Calice turbiné à sépales verts, libres, étalés, ciliolés, triangulaires, de 0,5-2 cm. Corolle gamopétale à lobes valvaires, triangulaires, révolutes, glabres de 1-2 × 0,7-1 cm. Tube de la corolle presque cylindrique, de 1,5 cm de diamètre à la base sur 1,5 cm de long, pubescent seulement à la base à l'intérieur. Étamines libres, aussi longues que le tube de la corolle; filets pubescents; anthères basifixes, biloculaires, introrses, oblongues, légèrement rétrécies au sommet, d'environ



Pl. 3. — Inflorescences d'*Heterochaenia* : 1, *H. borbonica* F. Badré et Th. Cadet; 2, *H. ensifolia* (Lam.) DC.; 3, *H. rivalsii* F. Badré et Th. Cadet; 4, fleurs de *H. rivalsii* F. Badré et Th. Cadet.

7 mm de longueur. Ovaire infère, turbiné, sillonné à 3 loges multiovulées. Disque large, pubescent, à nectaires, de 1 cm de diamètre. Style très exserte de 1-1,5 cm hors du tube de la corolle, pubescent à la base, glabrescent au sommet la partie terminale sensiblement renflée sous les 3 lobes stigmatiques; stigmate trilobé à lobes épais, ovés, \pm révolutés.

Fruits capsulaires légèrement incurvés, 3-loculaires, à déhiscence oculicide par 3 valves au sommet.

SYNTYPE : *Commerson* (Herb. Gen et Herb. Juss. P!; Herb. Delessert G.).

H. ensifolia a été rencontrée à 2 200 m sur les pentes abruptes du Cirque de Cilaos, dans une formation à *Philippia montana* Klotzsch dominant en voie d'évolution vers la forêt hygrophile : Milieu assez humide comme le prouve la présence simultanée de quelques espèces dont l'hygrophilie est bien connue : *Sphagnum* sp., *Psiadia anchusaefolia* (Poiret) Cordem., *Weinmannia tinctoria* Smith, *Forgesia borbonica* Pers. D'après RIVALS, l'espèce croît aussi au nord de la Plaine des Cafres, dans les mêmes conditions, entre 1 700 et 2 000 m. Selon CORDEMOY, elle se rencontre également dans les « lieux très humides de la zone moyenne entre 1 000 et 1 400 mètres » dans la région de la Plaine des Palmistes.

Nous avons préféré attendre un matériel plus abondant pour décrire une récolte de BOSSER J. n° 12018 qui se différencie d'*Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC. par ses sépales denticulés et ciliolés et qui pourrait être une nouvelle espèce ou une nouvelle variété.

ÉTUDE DU POLLEN

Une étude palynologique approfondie d'*Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC est faite ici, suivie d'une comparaison avec *Heterochaenia borbonica* F. Badré et Th. Cadet et *H. rivalisii* F. Badré et Th. Cadet.

ÉCHANTILLON ÉTUDIÉ : *Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC., *Cadet* 3016, Réunion, Cirque de Cilaos, 23.1.1971 (P).

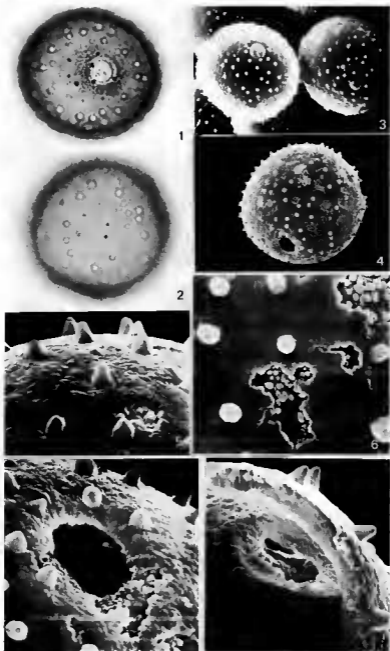
Symétrie et forme : pollen isopolaire triporé (quadriporé), circulaire en vue polaire, faiblement bréviaxe en vue méridienne.

Dimensions : P = 37 μ , E = 39,5 μ , P/E = 0,93.

Apertures : 3-4 apertures circulaires (pores) de 6 μ de diamètre.

Exine : 2 μ d'épaisseur.

L'ectexine a 1 μ d'épaisseur; les columelles très courtes, cylindriques, sont disposées en un réseau très dense, leurs têtes sont parfaitement fusionnées en un tectum continu, cérébroïde (Les têtes des columelles sont soudées



Pl. 4. — *Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC (*Cadet 3016*) : Mscr. phot. : 1, vue méridienne $\times 1\ 000$; 2, vue équatoriale $\times 1\ 000$. — Micr. élec. : 3, vue d'ensemble $\times 1\ 000$, grain non acétolysé, le contenu cytoplasmique sorti par les pores; 4, vue d'ensemble $\times 1\ 000$; 5, tectum $\times 5\ 000$; 6, tectum, l'érosion en plaque est due aux ultrasons $\times 5\ 000$; 7, pore $\times 5\ 000$; 8, coupe de l'exine et vue interne au niveau du pore $\times 5\ 000$. — Clichés du Laboratoire de Géologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

en portées courtes et incurvées)¹ près des pores, rugulé (Les têtes des columelles sont soudées en portées plus ou moins longues qui s'enchevêtrent sans aucune direction préférentielle)¹ ailleurs; l'épaisseur du tectum est égale au double, ou plus, de la hauteur des columelles; des épines coniques, émoussées sont réparties sans ordre sur ce tectum, leur densité est la même sur toute la surface du grain.

L'endexine au sens large (sole-endexine) de 1μ s'incurve et s'épaissit vers l'intérieur, sa surface interne est lisse.

Au niveau du pore ectexine et endexine se décollent légèrement.

ÉCHANTILLONS COMPARÉS : *Heterochaenia borbonica* F. Badré et Th. Cadet, *Cadet 3172*, Réunion, Ilet Patience, 30.3.1971 (P). — *Heterochaenia rivalisii* F. Badré et Th. Cadet, *Cadet 3176*, Réunion, Rivière des remparts, 2.4.1971 (P).

L'étude au microscope photonique ne nous ayant pas apporté de caractères distinctifs très nets pour ces espèces, nous avons travaillé au microscope électronique à balayage, après avoir essayé d'obtenir des cassures grâce à la technique des ultrasons (CERCEAU et al., 1970)².

Chaque espèce sera décrite en comparaison d'*Heterochaenia ensifolia* (Lam.) DC.

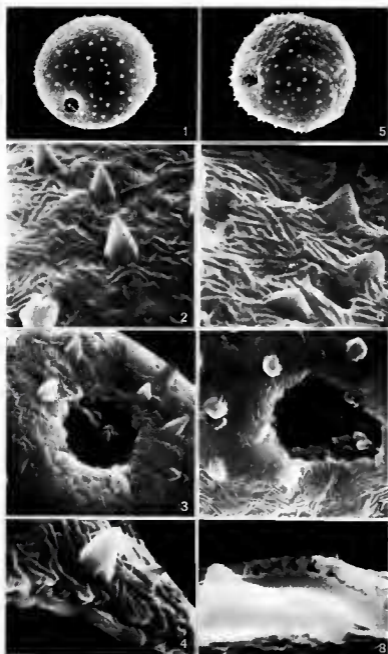
H. rivalisii possède un pollen isopolaire tripore de dimensions comparables, quant au grain lui-même et à ses apertures. Les épines sont, ici aussi, coniques, de taille à peu près identiques mais sont moins émoussées; leur densité est plus grande mais toujours la même sur toute la surface tectale. Le tectum est striato-rugulé sur tout le grain (Les têtes des columelles se soudent en portées assez longues qui peuvent s'orienter dans des directions privilégiées.)¹. Les différentes couches de l'exine ont le même rapport d'épaisseur. L'intérieur de l'endexine est lisse.

H. borbonica possède des mensurations semblables. Les épines sont coniques, moins émoussées, leur base est plus large; leur densité est plus grande mais toujours la même sur toute la surface tectale. Le tectum est striato-rugulé sur tout le grain. Une coupe dans l'exine, nous montre aussi le même rapport d'épaisseur entre les différentes couches. L'intérieur de l'endexine est lisse.

EN RÉSUMÉ, la différence essentielle qui est apparue entre ces trois espèces, après une étude en microscopie à balayage, est dans l'agencement des têtes des columelles qui se soudent en portées courtes et incurvées (tectum cérébroïde) ou en portées plus ou moins longues qui s'enchevêtrent sans aucune direction préférentielle (tectum rugulé), ceci étant le cas d'*Heterochaenia ensifolia*; *H. rivalisii* a un tectum striato-rugulé où les portées sont

1. CERCEAU M.-Th. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Umbellifères. Bot. Jour. of the Linnean Soc. Suppl. 1, 64 : 109-156 (1971), in *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*.

2. CERCEAU M.-Th. et al. — Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au microscope électronique à balayage. C.R. Acad. Sc. Paris 270 (1970).



Pl. 5. — *Heterochaenia rivalsii* F. Badré et Th. Cadet (*Cadet 3176*) : 1, vue d'ensemble $\times 1\ 000$; 2, détail tectum $\times 10\ 000$; 3, pore $\times 5\ 000$; 4, coupe de l'exine $\times 11\ 500$. — *Heterochaenia borbonica* F. Badré et Th. Cadet (*Cadet 3172*) : 5, vue d'ensemble $\times 1\ 000$; 6, détail tectum $\times 10\ 000$; 7, pore $\times 5\ 000$; 8, coupe de l'exine $\times 10\ 000$. — Clichés du Laboratoire de Géologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

courtes; quant à *H. borbonica*, il possède un tectum striato-rugulé formé par les têtes des columelles qui se soudent en portées plus longues et très souvent orientées suivant des directions privilégiées, ce qui semble être un caractère plus évolué.

Ainsi, la palynologie laisse supposer une progression de l'évolution dans le sens ; *H. ensifolia* → *H. rivalsii* → *H. borbonica*.

BIBLIOGRAPHIE

STRAKA, H. et SIMON, A. — Palynologia madagassica et mascarenica, Fam. 187 : *Campulacae*. Pollen et Spores **11** : 326-331.

F. B. et M. M. : Laboratoire de Phanérogamie
Muséum — PARIS.

TH. C. : C.E.S.S., St-Denis
LA RÉUNION.